

Д. В. Скоринов, С. Н. Литвинчук

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛОЖЕНИЯ ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ РЕФУГИУМОВ ОБЫКНОВЕННОГО ТРИТОНА (*LISSOTRITON VULGARIS*) С ПОМОЩЬЮ GIS-ТЕХНОЛОГИЙ\*

При помощи ГИС-моделирования были построены модели современного и позднеплейстоценового (около 22 тыс. лет назад) ареалов *L. vulgaris* и *L. v. vulgaris*. Наиболее важными при их построении оказались такие параметры, как количество осадков в самый сухой квартал года, диапазон годовой температуры, среднемесячный суточный диапазон температур и среднегодовая температура. Учитывая современное распространение подвидов *L. vulgaris*, палеонтологические находки и построенные нами ГИС-модели, мы полагаем, что рефугиумы *L. v. vulgaris* могли находиться на западе Европы, Балканах, Дунайских низменностях, северо-западе Причерноморья и востоке Азовского моря. Анализ данных по расположению ледниковых рефугиумов, современному распространению митохондриальных линий, а также изменчивости числа туловищных позвонков позволил выявить возможные пути постледникового расселения *L. v. vulgaris*. Библиогр. 15 назв. Ил. 3. Табл. 1.

**Ключевые слова:** *Lissotriton vulgaris*, обыкновенный тритон, ГИС-моделирование, позднеплейстоценовые рефугиумы, оледенение.

D. V. Skorinov, S. N. Litvinchuk

## TRACING GLACIAL REFUGIA OF THE SMOOTH NEWT (*LISSOTRITON VULGARIS*) BASED ON SPECIES DISTRIBUTION MODELLING

Institute of Cytology RAS, 4, Tikhoretsky pr., St. Petersburg, 194064, Russian Federation; skorinovd@yandex.ru; litvinchukspartak@yandex.ru

We developed a Species Distribution Model based on environmental data for identification of the modern and the last glacial maximum (LGM, about 22 000 ybp) suitable habitats of the *L. vulgaris* and *L. v. vulgaris*. The relative contributions to the model of four variables (precipitation of driest quarter, temperature annual range, mean diurnal range and annual mean temperature) were high. Based on modern ranges of subspecies of *L. vulgaris*, paleontological records, and our distribution models, LGM refugia of *L. v. vulgaris* could be located in western Europe, the Balkans, the Danube plains, the north-western coast of the Black Sea, and the eastern coast of the Sea of Azov. The analysis of data about the position of glacial refugia, modern distribution of mtDNA lineages and variation of the trunk vertebrae number allowed us to propose possible routes of post-Pleistocene dispersal of *L. v. vulgaris*. Refs 15. Figs 3. Tables 1.

**Keywords:** *Lissotriton vulgaris*, the smooth newt, GIS modelling, later Pleistocene refugia, glaciations.

В последние годы появились многочисленные исследования, связанные с изучением постплейстоценовых изменений ареалов видов и поиском местоположения их ледниковых рефугиумов. Для этого обычно анализируются палеонтологические данные. Однако далеко не всегда таковые имеются. Кроме того, по результатам изучения филогеографии видов с применением различных молекулярных маркеров можно определить количество географически изолированных групп популяций, сохранявшихся в конце плейстоцена. Однако данный метод ничего не говорит

---

Д. В. Скоринов (skorinovd@yandex.ru), С. Н. Литвинчук (litvinchukspartak@yandex.ru): Институт цитологии РАН, Российская Федерация, 194064, Санкт-Петербург, Тихорецкий пр., 4.

\* Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 15-04-05068 и № 15-29-02546.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

о местоположении рефугиумов. Поэтому недавно была разработана новая методика поиска рефугиумов, связанная с ГИС-моделированием ареалов. Основным положением, на котором она базируется, является предположение, что виды характеризуются стабильными нишами, определяемыми экологическими и другими факторами. Считается, что эти ниши не менялись, по крайней мере, в течение последних нескольких десятков тысяч лет (очень небольшой срок по сравнению со всем временем существования вида, например, у амфибий). В результате, изучив современные эколого-климатические предпочтения вида, можно экстраполировать эти данные на предполагаемые климатические условия прошлого.

Целью нашей работы было создать модели современного и позднеледникового ареалов *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) и его номинативного подвида.

### Материал и методика

Нами было проанализировано 13274 точки находок *L. vulgaris* (из них 13016 для *L. v. vulgaris*) по всему его ареалу. *Lissotriton lantzi* в это исследование не был включен, поскольку, учитывая работы последних лет [1, 2], мы считаем его отдельным видом. Данные по точкам находок взяты из базы данных gbif ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)), литературных источников [3–5], музейных коллекций и собственных наблюдений. Местоположение локалитетов на карте, их соответствие известному ареалу *L. vulgaris* и общие границы исследуемой территории проверялись при помощи программ DIVA-GIS и ArcGIS Online. Преобразование ГИС-слоев в необходимые для работы форматы и вырезание из этих слоев нужных для исследования участков производилось при помощи программы Q-GIS Wien 2.8.2. Для оценки вклада климатических факторов применялась программа Maxent 3.3.3k. С ее же помощью были построены модели современного и позднеледникового ареалов *L. vulgaris* и *L. v. vulgaris*. При построении моделей распространения были использованы четыре пакета ГИС-слоев (по 19 штук, разрешение 5 км), отражающие температуру и количество осадков в течение года. Все эти слои были взяты из базы Worldclim ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)). Первый из них включал слои, описывающие современное состояние климата (1950–2000), а остальные три (MIROC, CCSM и MPI) являлись различными моделями, описывающими климатические условия во время последнего ледникового максимума (около 22 тыс. лет назад). С помощью программы ENMTools 1.4.3 нами были удалены все близко расположенные друг к другу точки находок, находящиеся в одном и том же квадрате (5×5 км), и проведен корреляционный анализ между слоями ( $r < 0,8$ ). Для построения моделей были использованы десять наиболее слабо скоррелированных между собой слоев (bio 1–3, 7, 8, 13, 15, 17–19). Границы ледников были взяты из работы N. Ray и J. M. Adams [6]. В ходе нашей работы позднеледниковые слои MIROC было решено исключить из анализа из-за слишком большого расхождения полученных с их использованием результатов с имеющимися палеонтологическими данными. Исследование состояло из двух частей. Сначала мы изучали соответствие модели ареала *L. vulgaris* его фактическому современному распространению. На основе полученной модели были построены предполагаемые ареалы вида во время последнего ледникового максимума. Затем мы выполнили все те же операции, но уже только для номинативного подвида.

## Результаты и обсуждение

На основе полученных данных при помощи программы Maxent была построена модель ( $AUC=0,78$ ) современного ареала обыкновенного тритона (включая все подвиды). Наиболее важными для нее оказались такие четыре параметра, как количество осадков в самый сухой квартал года (bio 17; вклад 42,8 %), диапазон годовой температуры (bio 7; 20,5 %), среднемесячный суточный диапазон температур (bio 2; 17,7 %) и среднегодовая температура (bio 1; 15,3 %). Вклад остальных шести параметров оказался невысок и не превышал 10 %. Это были такие параметры как изотермичность (bio 3), средняя температура наиболее влажного квартала (bio 8), количество осадков в наиболее влажный месяц (bio 13), сезонность осадков (bio 15), количество осадков в наиболее теплый (bio 18) и холодный (bio 19) кварталы. Благоприятными для обитания *L. vulgaris* оказались территории практически по всей Европе (кроме юга Пиренейского полуострова и севера Европы) и некоторые районы западной Азии (рис. 1, а). Несовпадение современного фактического ареала *L. vulgaris* с полученной нами моделью наблюдалось для некоторых районов Западной Сибири. Здесь этот вид хоть и изредка, но встречается [7], а по полученной ГИС модели эти территории слабо пригодны для его обитания. И, наоборот, по нашей модели некоторые районы центральной Азии, Кавказа, южного берега Каспийского и Черного морей, юга Апеннин, Пиренейского полуострова, северного Магриба и некоторых островов Средиземного моря указаны как пригодные для обитания *L. vulgaris*, но фактически этот вид здесь не встречается.

Использование слоев MPI и CCSM позволило нам построить две позднелейстоценовые модели ареала *L. vulgaris*. По ним этот вид мог населять большую часть южной Европы (включая высохший морской шельф южнее Британских островов, Францию, восточную Бельгию и западную Германию), доходя на восток до Черного моря. Однако по модели MPI (рис. 1, б) благоприятные для этого вида местообитания были на северном побережье Черного и Азовского морей, а по CCSM (рис. 1, в) — их там не было (кроме низовий Днестра и Дуная).

При построении модели современного распространения номинативного подвида *L. v. vulgaris* ( $AUC=0,79$ ), наибольшее значение имели четыре параметра: количество осадков в самом сухом квартале (bio 17; 38,5 %), суточный диапазон температур (bio 2; 19,9 %), среднегодовая температура (bio 1; 17,4 %) и диапазон годовой температуры (bio 7; 12,9 %). Благоприятные для обитания *L. v. vulgaris* территории покрывали несколько меньшую площадь (рис. 1, г), по сравнению с моделью ареала, построенной для всего вида.

Как и в предыдущем случае, для номинативного подвида нами были созданы две позднелейстоценовые модели (MPI и CCSM). Учитывая современное распространение подвидов *L. vulgaris* и модель, построенную по MPI слоям, рефугиумы *L. v. vulgaris* могли находиться на западе Европы (территории южнее Британских островов, Франция, восточная Бельгия и западная Германия), Балканах, Дунайских низменностях, северо-западе Причерноморья и востоке Азовского моря (рис. 1, д). По модели, построенной по CCSM слоям, западноевропейские рефугиумы *L. v. vulgaris* были несколько больше, а восточные — наоборот меньше (рис. 1, е), чем на MPI модели.

При анализе соответствия местоположения позднелейстоценовых и раннеголоценовых палеонтологических находок *L. vulgaris* [8; 9, табл. 1] с моделями,

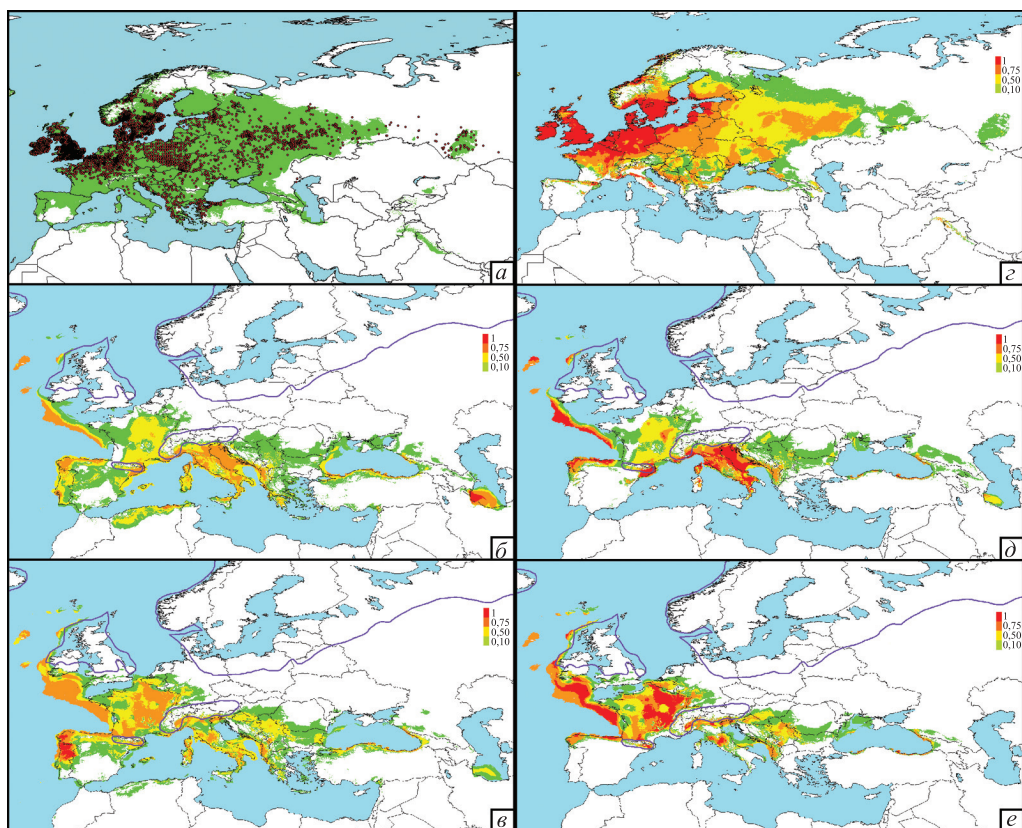


Рис. 1. ГИС-модели, полученные с помощью программы Maxent (современные условия — а и г; поздний плейстоцен, модель MPI — б и д; поздний плейстоцен, модель CCSM — в и е), для *Lissotriton vulgaris* (а–в) и *L. v. vulgaris* (г–е).

Степень пригодности местообитаний (на рис. б–е) обозначена градиентом цветов (красный — наиболее пригодные, зеленый — наименее). Места находок *Lissotriton vulgaris*, использованные для построения моделей (а–в), отмечены красными кружками. Фиолетовой линией обозначены границы ледников.

построенными по MPI и CCSM слоям, оказалось, что эти места находок наиболее хорошо согласуются с CCSM моделью. По ней ареал обыкновенного тритона не был ограничен только несколькими рефугиумами на Балканском, Анатолийском и Апеннинском полуостровах. Кроме них, *L. vulgaris* мог населять значительную часть западной Европы, Дунайские низменности (за исключением Верхне-Дунайской и севера Паннонской) и северо-западное Причерноморье. Северная граница его распространения, вероятно, проходила через южные Ирландию, Великобританию и Нидерланды, юго-западную Германию, Венгрию и Румынию, а также северо-западное Причерноморье.

На моделях, построенных по MPI и CCSM слоям (рис. 1), видно, что рефугиумы *L. v. vulgaris* были разделены Альпами, покрытыми горным ледником. На западе от этого ледника находился западноевропейский рефугиум, а на юго-востоке — Балканско-Дунайский. В северо-западном Причерноморье, вероятно, мог быть



третий — Северо-Причерноморский рефугиум, находившийся в низовьях рек Дунай и Днестр.

Перечень палеонтологических находок *Lissotriton vulgaris* [8–11]

Таксон	Страна находки	Место находки	Географические координаты	Возраст (тыс. лет)
<i>L. vulgaris</i>	Германия	Gamsenberg near Oppurg (S10–11)	50,72° N, 11,65° E	115,0–12,6
<i>L. vulgaris</i>	Германия	Pisede near Malchin (P)	53,92° N, 12,78° E	~12,6
<i>L. vulgaris</i>	Великобритания	Whitemoore Channel near Bosley	53,18° N, 2,12° W	10,0–8,8
<i>L. cf. vulgaris</i>	Великобритания	Potter's Cave in Caldey Island	51,64° N, 4,68° W	15,0–10,0

По данным, полученным при исследовании митохондриальной ДНК у *L. v. vulgaris* [12, 13], Великобритания и Франция населены субкладой L1, Германия — L2, южная Польша — L3. Северная Польша и восточная Румыния заселены другой кладой G. На севере Балкан и Паннонской низменности были отмечены особи *L. v. vulgaris*, относящиеся к кладам L (субклады L1–6), а также D и F (результат интрогрессии генов от *L. v. graecus* и *L. v. ampelensis* соответственно). Учитывая местоположение палеонтологических находок и модели позднелейстоценового распространения *L. v. vulgaris*, можно предположить, что субклада L1 характерна для западноевропейского рефугиума, а все субклады из клады L — для Балканско-Дунайского рефугиума. Клада G, вероятно, характерна для Северо-Причерноморского рефугиума. В начале голоцена номинативный подвид мог расселяться из этих рефугиумов на север тремя разными путями (рис. 2).

Дополнительным подтверждением такой гипотезы послеледниковое расселения могут быть данные по изменчивости количества туловищных позвонков у *L. v. vulgaris* [1]. Согласно им, Паннонскую равнину, западное Адриатическое побережье

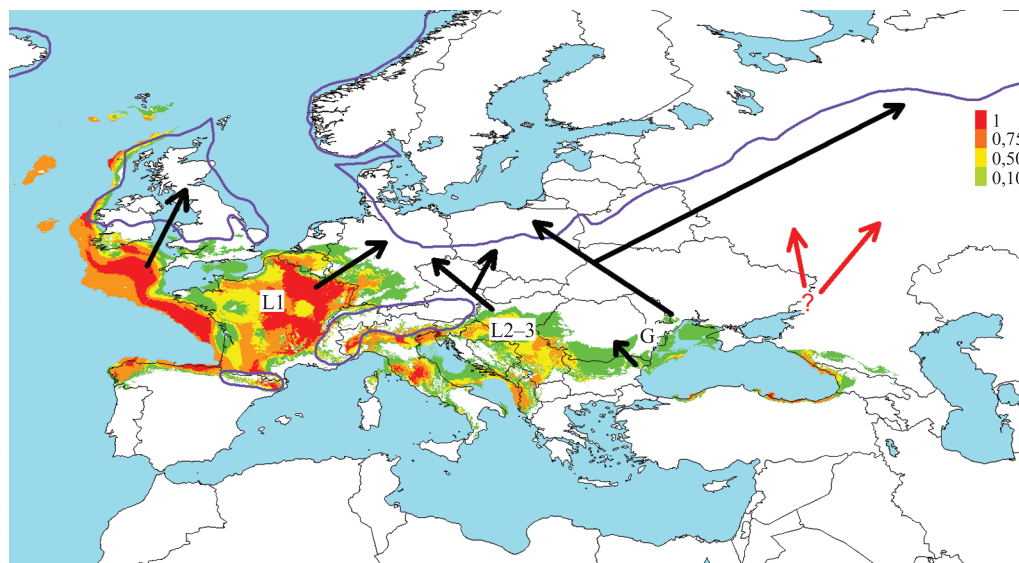


Рис. 2. Возможные пути постплейстоценового расселения *Lissotriton v. vulgaris* из рефугиумов: фиолетовой линией обозначены границы ледников.

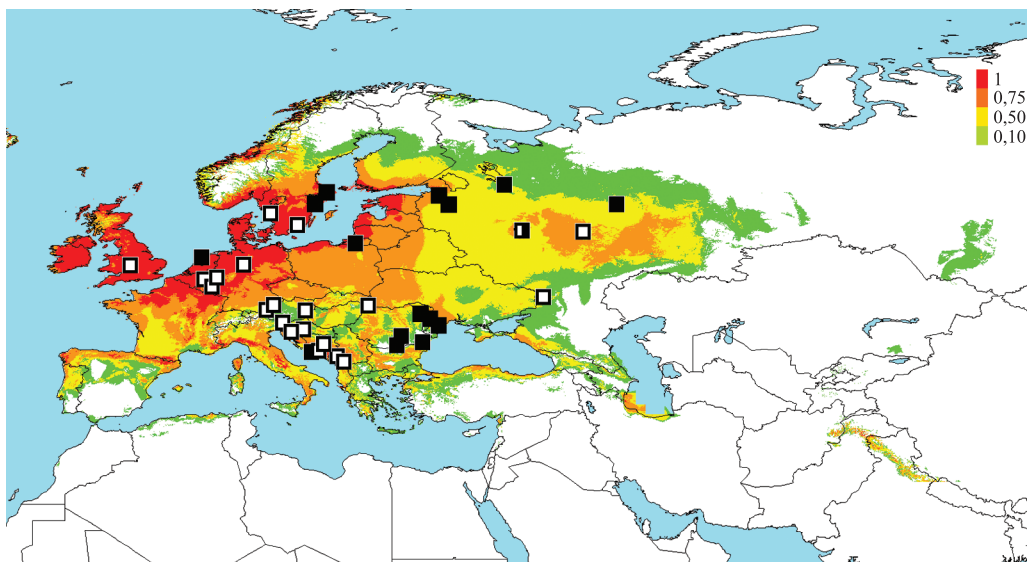


Рис. 3. Изменчивость по количеству туловищных позвонков у *Lissotriton v. vulgaris*: черными квадратами обозначены популяции с преобладанием особей с двенадцатью позвонками, а белыми — с тринадцатью.

и наиболее западные районы Европы населяют популяции *L. v. vulgaris* с преобладанием тринадцати туловищных позвонков (клада L). Особи номинативного подвида с двенадцатью позвонками распространены на равнинах восточнее Карпат, в бассейне реки Днестр, Балтийском регионе и большей части Восточно-Европейской равнины (клада G). Вероятно, это говорит о том, что заселение этой территории в основном происходило из Северо-Причерноморского рефугиума. Однако особи с тринадцатью позвонками также были обнаружены в степных и лесостепных областях на юге Европейской части России [1, рис. 3]. Мы полагаем, что они могут относиться к еще одной, пока неописанной кладе. Возможно, во время последнего оледенения эти тритоны населяли небольшой рефугиум в южной части реки Дон. Сейчас здесь есть лесные массивы, произрастающие в широких и глубоких долинах [14] и населенные обыкновенным тритоном [15].

## Литература

1. Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н. Изменчивость строения осевого скелета у тритонов рода *Lissotriton*: сравнительно-эволюционные аспекты // Вопросы герпетологии. Минск, 2012. С. 285–288.
2. Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н. Изменчивость рисунка нижней стороны тела у двух криптических видов тритонов, *Lissotriton vulgaris* и *L. lantzi* (Amphibia: Salamandridae) // Труды Зоологического института РАН. 2013. 317(4). С. 459–473.
3. Kalezić M. L., Crnobrnja J., Dorović A., Džukic G. Sexual size difference in *Triturus newts*: geographical variation in Yugoslav populations // Alytes. 1992. Vol. 10 (2). P. 63–80.
4. Sotiropoulos K., Legakis A., Polymeni R.-M. A review of the knowledge on the distribution of the genus *Triturus* (Rafinesque, 1815) in Greece (Caudata: Salamandridae) // Herpetozoa. 1995. Vol. 8 (1/2). P. 25–34.
5. Sotiropoulos K., Legakis A., Polymeni R.-M. Patterns of morphometric variation in the smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) from Greece: environmental correlates // Journal of Natural History. 2008. Vol. 42 (5–8). P. 435–450.

6. Ray N., J. M. Adams. A GIS-based vegetation map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000–15,000 BP). *Internet Archaeology* 11. 2001. URL: [http://intarch.ac.uk/journal/issue11/rayadams\\_toc.html](http://intarch.ac.uk/journal/issue11/rayadams_toc.html) (дата обращения: 12.12.2015).

7. Skorinov D. V., Kuranova V. N., Borkin L. J., Litvinchuk S. N. Distribution and conservation status of the smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) in Western Siberia and Kazakhstan // *Russian Journal of Herpetology*. 2008. Vol. 15 (2). P. 157–165.

8. Böhme M., Ilg A. The database of lower vertebrates fossil fishes, amphibians, reptiles localities and taxa especially from the Neogene (fosFARbase). 2003. URL: [www.wahre-staerke.com](http://www.wahre-staerke.com) (дата обращения: 12.12.2015).

9. Martín C., Sanchiz B. Lisanfos KMS. Version 1.2. Museo Nacional de Ciencias Naturales, MNCN-CSIC. Madrid, Spain. 2015. URL: <http://www.lisanfos.mncn.csic.es/> (дата обращения: 12.12.2015).

10. Gleed-Owen C. P. Quaternary herpetofaunas of the British Isles: Taxonomic descriptions, paleoenvironmental reconstructions, and biostratigraphic implications. Unpublished PhD. Thesis. University of Coventry. 1998. 547 p.

11. Holman J. A. Pleistocene amphibians and reptiles in Britain and Europe. New York; Oxford: Oxford University Press. 1998. 254 p.

12. Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailović J., Cogălniceanu D., Sas I., Olgun K., Poyarkov A., Garsia-Paris M., Arntzen W. Phylogeography of two European newt species — discordance between mtDNA and morphology // *Molecular Ecology*. 2005. Vol. 14. P. 2475–2491.

13. Pabijan M., Zieliński P., Dudek K., Chloupek M., Sotiropoulos K., Liana M., Babik W. The dissection of a Pleistocene refugium: phylogeography of the smooth newt, *Lissotriton vulgaris*, in the Balkans // *Journal of Biogeography*. 2015. Vol. 42. P. 671–683.

14. Чердынченко Л. И. Палеогеография бассейна Кубани // Кубанский краевед. Краснодар, 1992. № 3.

15. Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я., Розанов Ю. М. Генетическая дифференциация, размер генома и морфологическая изменчивость у тритонов группы *Lissotriton vulgaris* // Вопросы герпетологии, Пушино-на-Оке — Санкт-Петербург. 2008. С. 375–383.

**Для цитирования:** Скоринов Д. В., Литвинчук С. Н. Определение положения позднелейстоценовых рефугиумов обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris*) с помощью GIS-технологий // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. Вып. 3. С. 136–143. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.323

## References

1. Skorinov D. V., Litvinchuk S. N. Izmenchivost' stroeniia oseвого skeleta u tritonov roda *Lissotriton*: sravnitel'no-evoliutsionnye aspekty [Axial skeleton variation in newts of the genus of *Lissotriton*: comparative-evolutionary study]. *Voprosy gerpetologii* [The Problems of Herpetology]. Minsk, 2012, pp. 285–288. (In Russian)

2. Skorinov D. V., Litvinchuk S. N. Izmenchivost' risunka nizhnei storony tela u dvukh kripticheskikh vidov tritonov, *Lissotriton vulgaris* i *L. lantzi* (Amphibia: Salamandridae) [Variation of ventral color pattern in two cryptic newt species, *Lissotriton vulgaris* and *L. lantzi* (Amphibia: Salamandridae)]. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*, 2013, 317(4), pp. 459–473. (In Russian)

3. Kalezić M. L., Crnobrnja J., Dorović A., Džukić G. Sexual size difference in *Triturus* newts: geographical variation in Yugoslav populations. *Alytes*, 1992, vol. 10 (2), pp. 63–80.

4. Sotiropoulos K., Legakis A., Polymeni R.-M. A review of the knowledge on the distribution of the genus *Triturus* (Rafinesque, 1815) in Greece (Caudata: Salamandridae). *Herpetozoa*, 1995, vol. 8 (1/2), pp. 25–34.

5. Sotiropoulos K., Legakis A., Polymeni R.-M. Patterns of morphometric variation in the smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) from Greece: environmental correlates. *Journal of Natural History*, 2008, vol. 42 (5–8), pp. 435–450.

6. Ray N., J. M. Adams. A GIS-based vegetation map of the World at the Last Glacial Maximum (25,000–15,000 BP). *Internet Archaeology* 11.2001. Available at: [http://intarch.ac.uk/journal/issue11/rayadams\\_toc.html](http://intarch.ac.uk/journal/issue11/rayadams_toc.html) (accessed 12.12.2015).

7. Skorinov D. V., Kuranova V. N., Borkin L. J., Litvinchuk S. N. Distribution and conservation status of the smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) in Western Siberia and Kazakhstan. *Russian Journal of Herpetology*, 2008, vol. 15 (2), pp. 157–165.

8. Böhme M., Ilg A. The database of lower vertebrates fossil fishes, amphibians, reptiles localities and taxa especially from the Neogene (fosFARbase). 2003. Available at: [www.wahre-staerke.com](http://www.wahre-staerke.com) (accessed 12.12.2015).

9. Martín C., Sanchiz B. *Lisanfos KMS. Version 1.2. Museo Nacional de Ciencias Naturales, MNCN-CSIC. Madrid, Spain*. 2015. Available at: <http://www.lisanfos.mncn.csic.es/> (accessed 12.12.2015).
10. Gleed-Owen C. P. *Quaternary herpetofaunas of the British Isles: Taxonomic descriptions, paleoenvironmental reconstructions, and biostratigraphic implications*. Unpublished PhD. Thesis. University of Coventry, 1998. 547 p.
11. Holman J. A. *Pleistocene amphibians and reptiles in Britain and Europe*. New York, Oxford, Oxford University Press, 1998. 254 p.
12. Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailović J., Cogălniceanu D., Sas I., Olgun K., Poyarkov A., Garcia-Paris M., Arntzen W. Phylogeography of two European newt species — discordance between mtDNA and morphology. *Molecular Ecology*, 2005, vol. 14, pp. 2475–2491.
13. Pabijan M., Zieliński P., Dudek K., Chloupek M., Sotiropoulos K., Liana M., Babik W. The dissection of a Pleistocene refugium: phylogeography of the smooth newt, *Lissotriton vulgaris*, in the Balkans. *Journal of Biogeography*, 2015, vol. 42, pp. 671–683.
14. Cherednichenko L. I. Paleogeografia basseina Kubani [Paleogeography of the Kuban river basin]. *Kubanskii kraeved [Kuban ethnographer]*, Krasnodar, 1992, no. 3. (In Russian)
15. Skorinov D. V., Litvinchuk S. N., Borkin L. J., Rozanov J. M. Geneticheskaja differentsiatsiia, razmer genoma i morfologicheskaja izmenchivost' u tritonov gruppy *Lissotriton vulgaris* [Genetic differentiation, genome size and morphological variation in newts of the *Lissotriton vulgaris* group]. *Voprosy gerpetologii [The Problems of Herpetology]*. Pushchino-na-Oke — Saint Petersburg, 2008, pp. 375–383. (In Russian)

**For citation:** Skorinov D. V., Litvinchuk S. N. Tracing glacial refugia of the smooth newt (*Lissotriton vulgaris*) based on species distribution modelling. *Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 3, pp. 136–143. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.323

Статья поступила в редакцию 30 декабря 2015 г., принята 9 февраля 2016 г.

#### Сведения об авторах:

Скоринов Дмитрий Владимирович — кандидат биологических наук, научный сотрудник  
 Литвинчук Спартак Николаевич — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Skorinov Dmitriy V. — PhD, Researcher  
 Litvinchuk Spartak N. — PhD, Senior researcher